

## Apomixie et variation chez *Epidendrum nocturnum* Jacq. (Orchidaceæ)

Y. VEYRET

**Résumé** : *Epidendrum nocturnum* Jacq. doit apparemment sa polymorphie à des mutations chromosomiques et peut-être à des combinaisons de génomes anciennes ; les phénotypes divers résultant de ces phénomènes ont été fixés par un mode de reproduction apomictique. Une nouvelle variété est décrite : var. *tumuc-humaciense*.

**Summary** : The polymorphy of *Epidendrum nocturnum* Jacq. is probably the consequence of chromosomal mutations and perhaps of old combinations of genomes. The various phenotypes produced in this way were fixed by apomixis. A new variety is described : var. *tumuc-humaciense*.

Yvonne Veyret, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

*Epidendrum nocturnum* Jacq. est une espèce bien connue pour sa polymorphie et sa vaste répartition dans des habitats variés de l'Amérique tropicale.

En Guyane nous la connaissons en peuplements abondants sur les végétaux qui étendent leurs branches au-dessus de la Comté, sur plusieurs kilomètres du cours de cette rivière. La forme de la Comté se retrouve çà et là sur d'autres rives ou en forêt. Dans ces dernières conditions il est difficile d'évaluer l'abondance des populations, cette espèce aimant le soleil qu'elle ne peut trouver que dans la couronne des grands arbres ; sa présence est alors révélée par des plantes tombées avec la chute de branches. Sur les inselbergs des Tumuc-Humac — les « Savanes-Roches » des Guyanais — elle est également bien représentée, mais sous une forme différente ; la forme de la Comté correspond au type le plus commun avec des caractéristiques moyennes.

Lorsque, entre botanistes de la Guyane, nous parlons d'*E. nocturnum*, nous disons : celui des Tumuc-Humac, celui de la Comté, celui de la Crique Gabaret, celui qui ressemble à... mais, celui qui a..., qui est..., un peu à la manière d'avant LINNÉ. De ce besoin d'identification des formes, que beaucoup éprouvent, ou ont éprouvé, il en est résulté la création d'un certain nombre de variétés ; et même, certaine variété, déjà nommée, et certaines formes ont été abusivement — semble-t-il — décrites en tant qu'espèces.

Mon propos n'était pas de traiter de systématique dans ce travail. Cependant quand on lit que telle espèce est voisine ou semblable à *E. nocturnum* mais qu'elle est plus petite ou que ses fleurs sont colorées un peu différemment, ou que la plante est moins belle, ou —



pire — que certains caractères n'ont pas été reconnus tels qu'ils sont en réalité, on ne peut pas accepter des statuts spécifiques basés sur d'aussi faibles particularités.

C'est ainsi, à mon avis, que l'*Epidendrum latifolium* (Lindl.) Garay & Sweet (1972) doit recouvrer son rang variétal de l'espèce *E. nocturnum* que lui avait attribué LINDLEY au siècle dernier : la feuille n'est pas sessile comme le révèle l'examen de certains spécimens des Antilles conservés à Paris (*Jérémie 178, 179* ; *Sastre & Jérémie 1910* ; *Plée s.n.*, daté de 1820) et comme le montre bien le dessin reproduit par LINDLEY (1837) où la couleur pourpre de la gaine contraste avec le vert foncé du limbe ; de plus les fleurs ne sont pas uniques. Mais comme chez les autres formes d'*E. nocturnum* l'inflorescence est ramifiée ; elle doit aussi émettre une première fleur, subterminale — l'inflorescence étant de type indéfini —, sur une courte tige portant plusieurs cataphylles ; après la fructification, et à la « saison » suivante (environ 6 mois pour quelques formes cultivées en serre à Paris et dans la région parisienne ou à Cayenne), il y a ramification à partir de bourgeons situés à l'aisselle des cataphylles ; les nouvelles branches se ramifient de même, si bien que ce « système » poursuit son développement même après la chute des feuilles, tant que la sève pourra irriguer la tige, passant alternativement et plusieurs fois par une phase fleur suivie d'une phase fruit, à condition bien sûr qu'il y ait nouaison, mais l'absence de fructification n'altère en rien le phénomène. Dans la var. *latifolium* Lindl., les branches de l'inflorescence sont très courtes, enveloppées et cachées par la gaine de la dernière feuille, comme le révèle l'examen du spécimen *Jérémie 178* après l'ouverture de la gaine.

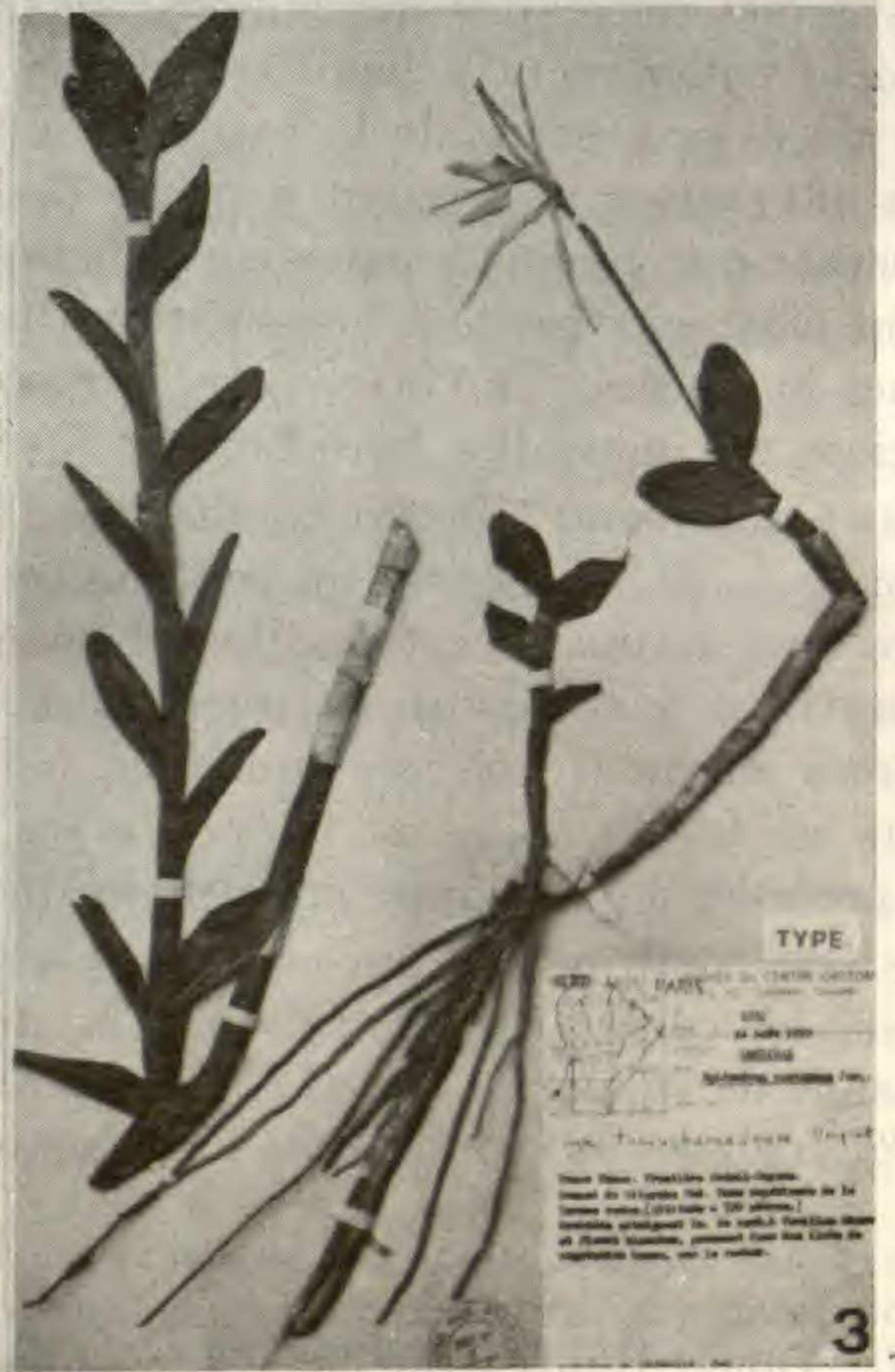
De même, l'espèce *Epidendrum mininocturnum* Dodson (1977) ne peut être retenue à cause seulement de la petite taille des individus et de caractères vraiment minimes relatifs à la couleur des fleurs.

Quand DUNSTERVILLE (1977) a relaté ses observations sur différents aspects morphologiques d'*E. nocturnum* au Venezuela, il a décrit une forme terrestre, de sous-bois, atteignant 2,45 m de hauteur. Il n'en a pas fait une nouvelle espèce, bien qu'elle nous semble mériter une attention particulière par son aspect écologique principalement : cette grande forme ne peut vivre qu'en sous-bois, protégée des forts vents qui soufflent dans cette région, par la végétation environnante. Mais ces caractères, bio-écologiques et morphologiques, ne justifient évidemment pas la création d'une espèce nouvelle. Ce grand *E. nocturnum* mériterait probablement un rang de variété.

Parmi les spécimens de Paris, il en est deux (*Sastre 2997* et *3354*), déterminés par PABST, en 1975, *E. nocturnum* var. *minus* Cogn. DUNSTERVILLE (1977) rapporte à cette variété, parmi les types extrêmes qu'il a récoltés et décrits, une plante (*A-I*) qui diffère de celles de SASTRE, notamment par la succulence de ses feuilles et les rapports longueur/largeur du limbe :  $40 \times 5$  mm pour le spécimen de DUNSTERVILLE, *ca.*  $110 \times 6$  mm pour ceux de SASTRE. En comparant les spécimens de SASTRE et le dessin de DUNSTERVILLE, on constate, d'autre part, que l'ensemble ovaire + pédicelle est à peine plus long que le périanthe dans les premiers, tandis qu'il est environ 2 fois plus long dans le deuxième. Par contre la forme *B* de DUNSTERVILLE paraît très voisine des 2 récoltes de SASTRE rapportées à la var. *minus*.

On comprend alors que FOLDATS (1970) ait fait remarquer que les tentatives de classification d'*E. nocturnum* en variétés ne soient pas satisfaisantes et qu'il n'en ait pas tenu compte dans sa Flore du Venezuela. Il a, de plus, confondu dans cette espèce — et non sans raison — quelques autres taxons, tel *E. spruceanum* Lindl. Il faudrait, bien sûr, faire





Pl. 1. — *Epidendrum nocturnum* Jacquin var. *tumuc-humaciense* Veyret : 1, 2, sur les inselbergs des Monts Tumuc-Humac (Photos J. J. DE GRANVILLE) ; 3, spécimen type.



des études comparatives pour voir si les caractères morphologiques, végétatifs surtout, ne sont pas dépendants des conditions régnant dans les divers biotopes, bien que je ne pense pas que ce soit le cas.

La forme saxicole des Tumuc-Humac nous paraît alors devoir mériter un statut variétal :

**Epidendrum nocturnum** var. **tumuc-humaciense** Veyret, *var. nov.*

*Herba saxicola, ca. 1 m alta, ad extremum ramosa ; foliorum lamina elliptica, carnosa, leviter bilobata, ca. 55 × 20 mm ; inflorescencia et flora Epidendri nocturni aliis formis similis.*

TYPE : de Granville 1232, Guyane française, Tumuc-Humac, frontière Brésil-Guyane. Sommet du Mitaraka Sud, zone supérieure de la savane-roche, 720 m, 14.8.1972 (holo-, P! ; iso-, CAY!)

Cette variété est très commune sur les inselbergs des Monts Tumuc-Humac ; par contre elle est inexistante sur les 10 autres inselbergs visités en Guyane par DE GRANVILLE, le plus proche étant distant de 80 km des Tumuc-Humac (DE GRANVILLE, comm. pers. et 1980).

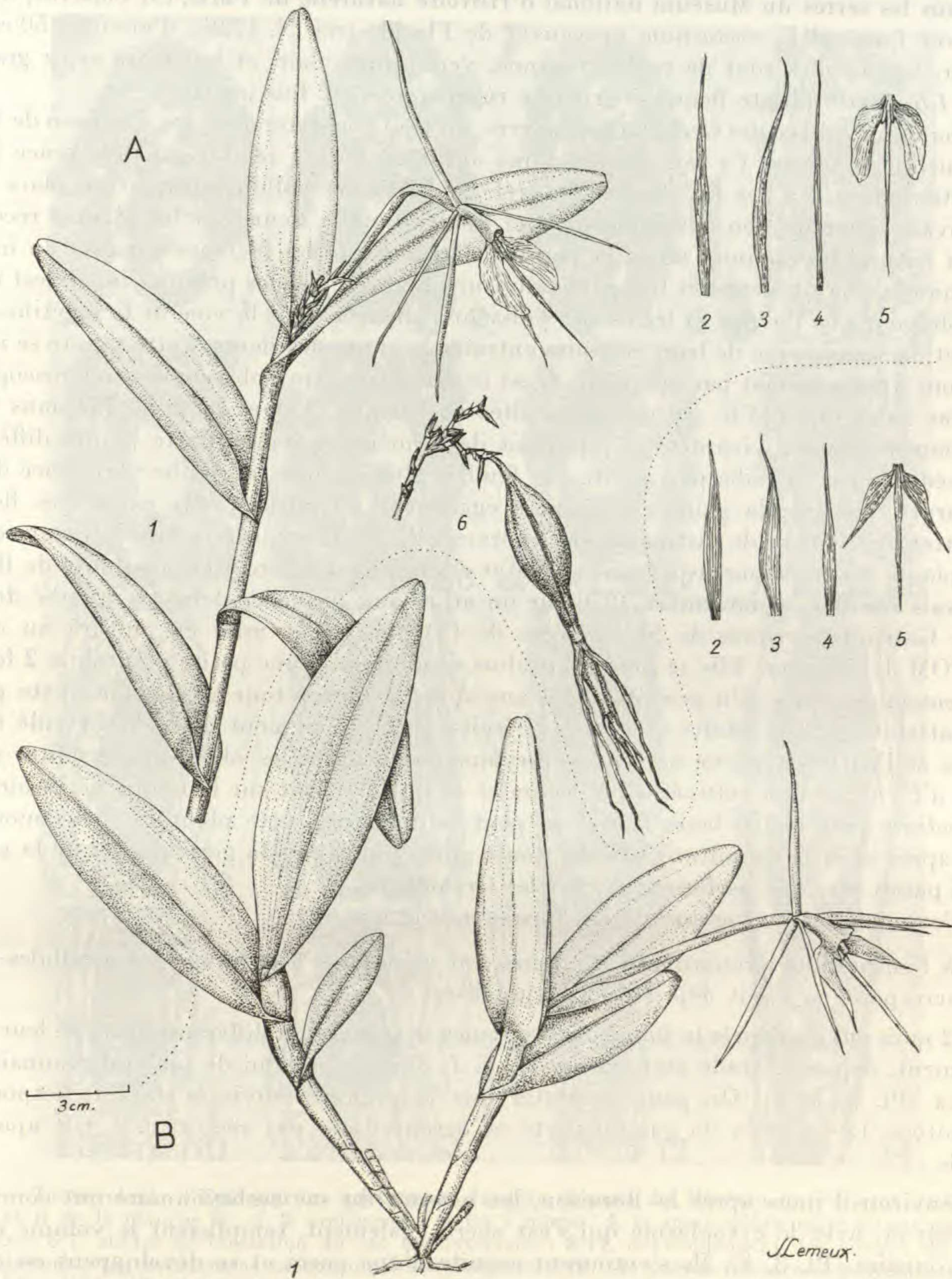
Les plantes atteignent environ 1 m de hauteur. Les tiges proprement dites sont cachées par les gaines rougeâtres des feuilles ; lorsqu'elles atteignent un certain âge, et sont probablement entièrement défeuillées, il peut y avoir bourgeonnement et formation de nouveaux rameaux à partir de la base de l'inflorescence (2 dans les spécimens récoltés) ; des racines adventives se forment à partir des nœuds inférieurs des nouveaux rameaux. On peut penser que ce port particulier est adapté au mode de vie de cette variété, les plantes pouvant ainsi émerger plus aisément des îlots où la végétation arbustive se regroupe avec quelques herbacées (DE GRANVILLE & SASTRE, 1974), grâce à l'appui que leur procurent les racines des nouvelles branches.

Les feuilles sont elliptiques, charnues, légèrement bilobées au sommet ; elles mesurent environ 55 × 20 mm et sont un peu plus longues que leurs gaines. L'inflorescence, toujours uniflore dans le temps, est ramifiée. L'ovaire pédicellé est environ 2 fois plus grand que le périanthe, lequel mesure environ 45 mm de longueur. La fleur est typique d'*E. nocturnum*, mais elle peut présenter quelques petites variations, notamment la forme des lobes latéraux du labelle qui sont un peu aigus dans quelques spécimens alors qu'ils ont une forme arrondie dans le type et la majorité des autres récoltes.

Ce fait confirme que les caractères végétatifs, parfois liés à un fait écologique, prirent sur les caractères floraux, pour la distinction de variétés dans cette espèce. Il est intéressant de rapporter (DE GRANVILLE & SASTRE, 1974) que l'hygrométrie peut baisser de 50 % sur ces « savanes-roches » par temps ensoleillé.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : GUYANE FRANÇAISE : de Granville 1078, Tumuc-Humac, frontière Brésil-Suriname, savane à Graminées et *Clusia*, sur le sommet du Paloulouiméenpeu, 707 m, 12.8.1972, P ; 1401, Tumuc-Humac, sommet de la borne frontière Guyane-Brazil n° 1, savane sur rocher au sommet, 590 m, 26.8.1972, P ; Sastre 1582, layon point de trijonction, Mitaraka, km 7,5, rochers granitiques dénudés, 500 m, 6.8.1972, P ; 1622, Petit Mitaraka, 2 km N Mitaraka N, versant E, rochers granitiques dénudés, 500 m, 2.8.1972, P. — SURINAM : Sastre 1779, Tumuc-Humac, Montagne Mongo, sommet, rochers granitiques dénudés, 420 m, 29.8.1972, P.





Pl. 2. — Deux races morphologiques d'*Epidendrum nocturnum* Jacquin : **A**, forme cultivée au Muséum d'Histoire naturelle de Paris sous la référence *N.1726*, provenant de Floride ; **B**, une des formes guyanaises (*Veyret 1689*) : **1**, partie supérieure d'une tige ou partie de plante ; **2**, sépale médian ; **3**, sépale latéral ; **4**, pétale ; **5**, labelle ; **6**, ovaire en cours de fructification.



Dans les serres du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, est cultivée, depuis 1960, une forme d'*E. nocturnum* provenant de Floride (réf. N. 1726), d'environ 50 cm de hauteur. Les feuilles sont de taille moyenne, vert plutôt clair, et les fleurs assez grandes (Pl. 2, 1-6). Cette plante fleurit et fructifie régulièrement 2 fois par an.

Quand on cultive des Orchidacées en serre, on peut constater qu'il y a nouaison de fleurs chez quelques espèces. Ce fait résulte d'une autofécondation rendue possible grâce à des dispositifs adaptés. Chez l'*E. nocturnum* (réf. N. 1726), les pollinies restent en place alors que l'ovaire poursuit son développement et que se fane la fleur. Sur les plantes récoltées dans la nature, les pollinies finissent par être détruites par les facteurs naturels du milieu. La colonne s'accroît, verdit et fait partie du fruit. La présence des pollinies *in situ* est indispensable pour que l'ovaire et les ovules puissent s'engager dans la voie de la fructification. En effet, la suppression de leurs pollinies entraîne la chute des fleurs. Cette plante se reproduit donc apparemment par apomixie. C'est ce que démontre l'observation microscopique.

Une autre forme d'*E. nocturnum* récoltée en Guyane (Veyret 1689, n° 351 dans notre collection de plantes vivantes) se reproduit de la même manière. Cette plante diffère de la précédente par sa taille plus petite, ses feuilles plus grandes, au limbe vert foncé dessus et pourpre dessous ; la gaine est pourpre également. D'autres petits caractères floraux permettent également de distinguer ces 2 formes (Pl. 2). Il est intéressant de noter comme cette plante est rapidement parvenue à l'état adulte, c'est-à-dire à la possibilité de fleurir. Je l'avais récoltée en novembre 1976 sur un arbre aux branches défoliées, tombé dans la crique Gabaret (environs de St. Georges de l'Oyapock), et mise en culture au centre ORSTOM de Cayenne. Elle se présentait alors sous forme d'une petite plantule à 2 feuilles entièrement pourpres. Un peu plus de 2 ans après, à mon retour à Cayenne, cette plante avait atteint sa taille adulte et portait 2 fruits, l'un entièrement desséché et vidé de ses graines et l'autre en pleine activité embryonnaire. D'après les observations faites sur la forme d'*E. nocturnum* cultivée au Muséum et ce que l'on sait sur le temps nécessaire aux *Epidendrum* pour mûrir leurs fruits, on peut estimer que cette plante a fleuri moins de 2 ans après sa mise en culture, et sans doute guère plus après la germination de la graine, ce qui paraît être une performance chez les Orchidacées.

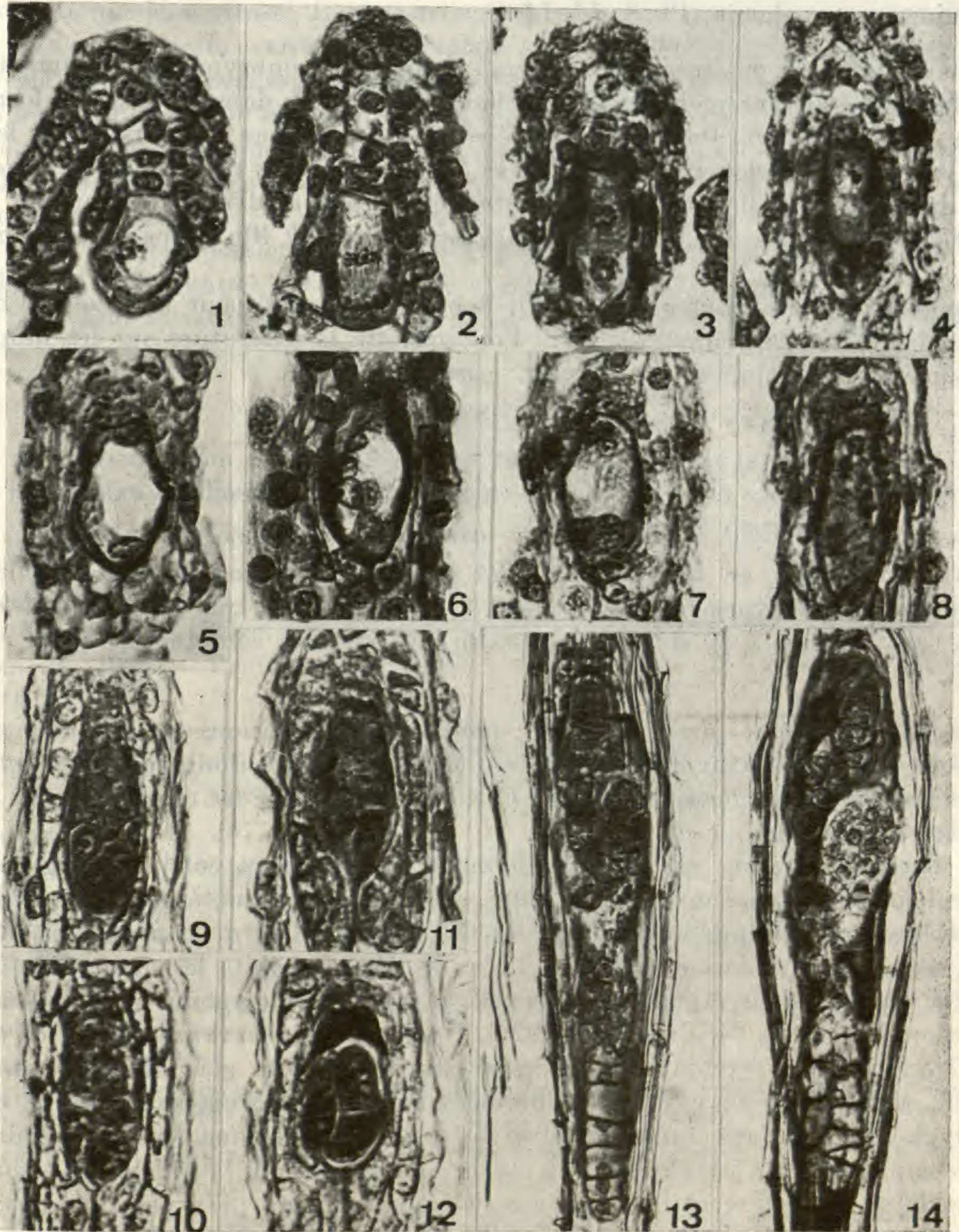
L'examen embryologique de ces formes révèle que :

— à l'anthèse les primordiums ovulaires ont commencé à se former ; des cellules-mères de macrospores peuvent déjà être individualisées ;

— 2 mois environ après la floraison, les ovules se trouvent à différents états de leur développement, depuis le stade archéspore (Pl. 3, 1, 2) jusqu'à celui de sac embryonnaire à 8 noyaux (Pl. 3, 3, 6). On peut constater que la première division de l'archéspore est une mitose. Les noyaux du gamétophyte ne seront donc pas réduits : il y a aposporie goniale ;

— environ 3 mois après la floraison, les noyaux du sac embryonnaire ont commencé à grossir et, avec le cytoplasme qui s'est accru également, remplissent le volume du sac embryonnaire (Pl. 3, 8). Ils s'entourent ensuite d'une paroi et se développent en autant d'embryons (Pl. 3, 9-11) en commençant par l'œuf et les synergides. Les antipodes ne dégèrent pas, ou exceptionnellement (Pl. 3, 12), contrairement à ce qui se produit — et ce très tôt — chez les Orchidacées et en général dans le règne végétal. Il est probable que parmi ces embryons tous n'arriveront pas à terme ou ne seront pas viables. Ils se trouvent





Pl. 3. — Embryologie d'*Epidendrum nocturnum* Jacquin (formes du Muséum de Paris et de Guyane, A et B de la planche 2) ; 1, 2, archéspore ; 3, les 2 spores ; 4, la spore cellule mère du sac embryonnaire ; 5-7, stades de formation du sac embryonnaire ; 8-11, développement des noyaux du sac en embryons ; 12, avortement exceptionnel des antipodes ; 13, 14, graines immatures polyembryonnées. (1-12  $\times$  500 ; 13, 14  $\times$  250).



imbriqués et serrés les uns contre les autres et leur prise de vue photomicrographique en coupes minces est malaisée (Pl. 3, 13, 14).

Le développement des noyaux du sac embryonnaire en embryons est également observé dans la forme de Guyane mentionnée plus haut, c'est-à-dire dans les 2 seules formes examinées à ce point de vue. Depuis les dernières mises à jour sur l'apomixie chez les Orchidacées (WIRTH & WITHNER, 1959; VEYRET, 1974), 2 modes nouveaux de reproduction asexuée dans cette famille de plantes ont ainsi été mis en évidence. Récemment, en effet, ILLG (1977) a démontré que *Maxillaria brasiliensis* Brieg. & Illg se reproduisait par automixie.

L'apomixie est un phénomène connu depuis longtemps pour être lié à l'hybridité et à la polyploïdie (STEBBINS, 1950). Si l'on consulte la littérature sur les numérations chromosomiques on apprend que chez l'*E. nocturnum* :

- en 1930, HOFFMANN a compté  $n = 20$  ;
- en 1960, BLUMENSCHNEIN a également trouvé  $2n = 40$ , mais aussi  $2n = 80$  ; cet auteur note la fréquence de la polyploïdie chez les divers *Epidendrum* examinés ;
- KAMEMOTO, en 1950, a compté  $2n = ca. 80$ .
- CHARDARD enfin, en 1963, trouvait 74 et 85 chromosomes dans les racines d'une même plante. Nous devons faire remarquer, à cette occasion, que la var. *guadeloupense*<sup>1</sup> des serres du Muséum qu'a dû utiliser CHARDARD pour ses comptages, est en réalité *E. ciliare* L.

Ces comptages sont fort instructifs ; malheureusement nous ne savons rien sur la morphologie des plantes sur lesquelles ils ont été faits. Il y a donc des races diploïdes et des races polyploïdes et aneuploïdes chez *E. nocturnum*. Même les races diploïdes ont déjà un nombre chromosomique élevé.

Les flores des régions arctiques renferment de nombreux complexes agamiques ou même seulement des races sexuées, diploïdes, et des races apomictiques, polyploïdes. C'est ainsi que, pour rester dans le domaine des Orchidacées, *Nigritella nigra* (L.) Reichb. f. est bien connue par sa forme sexuée, à  $2n = 38, 40$ , qui habite les montagnes d'Europe centrale (Pyrénées, Alpes, Apennins, Balkans), et par sa forme apomictique des montagnes de Scandinavie, à  $2n = 64$  (CHIARUGI, 1929). HOLMBOE (in GUSTAFSON, 1947) la considère comme étant une « survivante des glaces ». Les importantes glaciations du quaternaire pourraient ainsi être à l'origine de nombreuses mutations chromosomiques de cet ordre (autopolyploïdie). Dans le continent austral il y a eu également une période glaciaire importante accompagnée d'un assèchement du climat, qui a contraint la végétation à survivre — avec possibilité de différenciation — dans des zones refuges (SASTRE & DE GRANVILLE, 1974 ; DE GRANVILLE, 1978). Les Monts Tumuc-Humac étaient inclus dans une de ces zones refuges.

Les remarquables travaux de BABCOCK & STEBBINS sur le genre *Crepis*, commencés il y a environ 50 ans, ont montré que c'était effectivement des espèces xérophytiques notoires de *Crepis* qui étaient à l'origine du complexe polyploïde, en majorité apomictique (STEBBINS, 1966).

1. CHARDARD (1963), *nomen nudum* car, à notre connaissance, jamais décrite.



On ne connaît pas encore le nombre chromosomique et le mode de reproduction de la var. *tumuc-humaciense*. Il est particulièrement intéressant de signaler (DE GRANVILLE, 1978), que cette variété, accompagnée de la Broméliacée *Pitcairnia geyskesii*, est une plante pionnière des inselbergs des monts Tumuc-Humac.

Un autre fait, qui aurait pu se combiner avec le précédent — ou avec une allopolyploïdie ancienne — serait la polyspermatie, dont le rôle a été constaté par HAGERUP (1944, 1947) chez quelques Orchidacées d'Europe. La polyploïdie favorise souvent l'apparition de l'apomixie.

De telles formes apomictiques de type aposporique sont engagées dans des « impasses évolutives » (STEBBINS, 1950) si elles n'ont plus aucune possibilité de reproduction sexuée. Seule leur restera la possibilité de subir quelques mutations somatiques peu « évolutives ».

### BIBLIOGRAPHIE

- BATAGLIA, E., 1963. — Apomixis, in MAHESWARI : *Recent advances in the embryology of Angiosperms* : 221-264.
- BLUMENSCHNEIN, A., 1960. — Numero de cromosomas de algunas especies de Orquidas. *Publ. Cienc. Univ. Sao Paulo, Inst. Gent.* 1 : 45-50.
- CHARDARD, R., 1963. — Contribution à l'étude cytotaxonomique des Orchidées. *Rev. Cyt. Biol. Vég.* 26 : 1-58.
- CHIARUGI, A., 1929. — Diploidismo con anfimissa e tetraploidismo con apomissa in una medesima specie : *Nigritella nigra* Reichb. f. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.* 4 : 659-661.
- DODSON, C. H., 1977. — New Orchids from Western Ecuador. *Selbyana* 2 : 48-56.
- DUNSTERVILLE, G. C. K., 1977. — *Epidendrum nocturnum*, a schizoïd species. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 46 : 888-893.
- FOLDATS, E., 1970. — Orchidaceæ, in *Flora de Venezuela* 15, 3<sup>e</sup> part., 522 p.
- GARAY, L. A. & SWEET, H. R., 1972. — Notes on West Indian Orchids, 2. *J. Arnold Arbor.* 53 : 390-398.
- GRANVILLE, J. J. DE, 1978. — *Recherches sur la flore et la végétation guyanaises*. Thèse Doct. État, Montpellier, 272 p.
- GRANVILLE, J. J. DE, 1980. — Du sommet tabulaire aux Monts Bakra. Premières observations sur la flore et le milieu naturel. ORSTOM Cayenne, La nature et l'homme en Guyane, 15 p. ronéotées.
- GRANVILLE, J. J. DE & SASTRE, C., 1974. — Aperçu sur la végétation des inselbergs du Sud-Ouest de la Guyane française. *C. R. Soc. Biogéogr.* 439 : 54-58.
- GUSTAFSON, A., 1947. — Apomixis in higher plants. Part III. Biotype and species formation. *Lunds Univ. Arsskrift* 43 : 183-370.
- HAGERUP, O., 1944. — On fertilisation, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. sen. lat. *Dansk Bot. Arkiv* II : 1-26.
- HAGERUP, O., 1947. — The spontaneous formation of haploid, polyploid, and aneuploid embryos in some Orchids. *Det. Kgl. Danske Videnskabernes Selskab* 20 : 1-22.
- HOFFMANN, K., 1930. — Beiträge zur Cytologie der Orchidaceen. *Planta* 10 : 523-595.
- ILLG, R. D., 1977. — Sobre a reprodução em *Maxillaria brasiliensis* Brieg. & Illg e *M. cleistogama* Brieg. & Illf (Orchidaceæ). *Rev. Brasil. Biol.* 37 : 267-279.



- KAMEMOTO, H., 1950. — Polyploid in Cattleyas. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 19 : 366-373.
- LINDLEY, J., 1837. — *Epidendrum nocturnum* var. *latifolium*. *Bot. Reg.* : tab. 1961.
- MAHESWARI, P., 1950. — *An introduction to the embryology of Angiosperms*, 453 p.
- SASTRE, C. & GRANVILLE, J. J. DE, 1975. — Observations phytogéographiques sur les inselbergs du Bassin supérieur du Maroni. *C. R. Soc. Biogéogr.* 444 : 7-15.
- STEBBINS, L., 1950. — *Variation and evolution in plants*, 643 p.
- STEBBINS, L., 1966. — Chromosomal variation and evolution. *Science* 152 : 1463-1469.
- TANAKA, R. & KAMEMOTO, H., 1974. — List of chromosome numbers in species of the Orchidaceæ, in WITHNER : *The Orchids. Scientific studies* : 411-483.
- VEYRET, Y., 1974. — Development of the embryo and the young seedling stages of Orchids, in WITHNER : *The Orchids. Scientific studies* : 223-265.
- WIRTH, M. W. & WITHNER, C. L., 1959. — Embryology and development in the Orchidaceæ, in WITHNER : *The Orchids. A scientific Survey* : 155-188.